



189
24

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRON DE BANDAS C EN DOS ESPECIES DEL
GENERO ALLIUM DISTRIBUIDAS
EN EL VALLE DE MEXICO

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el Título de

LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A

MARIA DE JESUS SALAS DIAZ

México

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1990



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N D I C E

	PAG
RESUMEN	
INTRODUCCION.....	1
ANTECEDENTES	
ADN Y GENES.....	3
CARIOTIPO, NUMERO BASICO Y FUNDAMENTAL.....	11
EVOLUCION DEL CARIOTIPO.....	11
COMPOSICION QUIMICA DE LOS CROMOSOMAS.....	14
PATRON DE BANDEO.....	16
ANTECEDENTES DEL GENERO <u>ALLIUM</u>	
TAXONOMIA.....	24
ORIGEN.....	25
IMPORTANCIA ECONOMICA.....	29
CITOGENETICA.....	30
OBJETIVOS.....	32
MATERIAL Y METODO.....	33
RESULTADOS.....	37
DISCUSION.....	55
CONCLUSIONES.....	60
BIBLIOGRAFIA.....	61

R E S U M E N

Se reporta el patrón de bandas de tres especies del género Allium (Alliaceae), A. cepa cultivada mundialmente; A. glandulosum especie de origen Americano y A. stoloniferum, especie endémica de México.

Se comparó el patrón de bandas de A. cepa cultivada en México con el patrón de bandas reportado en la literatura para A. cepa cultivada en Europa, obteniéndose para las A. cepa mexicanas bandas teloméricas de mayor grosor, en comparación con las bandas registradas para las A. cepa europeas. Así mismo en el patrón de bandas de las plantas mexicanas se obtuvo un mayor número de bandas intermedias.

También se analizaron los patrones de bandas obtenidos por primera vez para las especies A. glandulosum y A. stoloniferum. El patrón de bandas C de las dos especies es muy variado entre sí, el de A. glandulosum presenta una mayor cantidad de bandas teloméricas a diferencia de A. stoloniferum. Sin embargo el patrón de bandas de esta última especie presenta un mayor número de bandas intermedias que el observado en A. glandulosum. Cabe señalar que en ambos patrones se observaron bandas heteromórficas.

Se observó variación en el número y posición de satélites en las tres especies por lo que es probable que dicha variación pueda deberse a translocaciones o deleciones de algún fragmento cromosómico, mecanismo ya determinado por otros autores como de gran importancia en la evolución de las especies del género Allium.

INTRODUCCION

Una determinación exacta de la variación cariotípica puede obtenerse empleando técnicas que revelan marcas cromosómicas, como lo es la estructura gruesa de la heterocromatina constitutiva que se localiza principalmente en la regiones teloméricas y centroméricas, de los cromosomas y del organizador nucleolar (Kenton, 1978; Lacadena, 1988; Lavania, 1978).

El bandeo C ha sido especialmente útil para establecer los patrones de bandas en algunas plantas y para distinguir diferencias cariotípicas entre y dentro de especies altamente relacionadas; así como para detectar cambios estructurales en poliploides.

Vosa y Marchi cit. en Cortez et al. (1980), fueron los primeros en determinar las bandas de los cromosomas en plantas, presentandose en estas el tipo C o bandas de heterocromatina constitutiva (Cortez et al., 1980; Kenton, 1978).

Aunque el conocimiento de las diferencias entre las bandas C no son aún enteramente claras, es obvio que hay dos tipos de heterocromatina constitutiva en plantas: el tipo telomérico en los extremos de las cromátidas y el tipo centromérico en las constricciones primarias y secundarias de los cromosomas (Fiskesjo, 1974).

En el género Allium la técnica de bandas C ha sido de gran ayuda para la identificación de cromosomas debido a ciertas diferencias observadas en el patrón de bandas C teloméricas (Stack y Comings cit. en

Cortez et al., 1980), tal es el caso de Allium cepa, que presenta un patrón de bandas muy variado de ahí el interés de determinarlo en poblaciones cultivadas en México.

Otras especies del género Allium importantes para la flora mexicana son A. glandulosum (especie americana) y A. stoloniferum (especie endémica mexicana). A. glandulosum es conocida como cebolleta, presenta un gran interés económico por ser utilizada en la alimentación, mientras que para A. stoloniferum aún no se conoce ninguna importancia económica ni alimenticia (Sanchez, 1976).

A. stoloniferum pertenece al grupo taxonomico de Allium kunthii en base a la presencia de un rizoma largo y delgado y perianto segmentado (Jacobsen, 1979). Parece estar estrechamente relacionado a las especies A. rhizomatum y A. glandulosum, las cuales se encuentran ubicadas dentro del grupo taxonomico de A. kunthii; diferenciandose ambas especies de A. stoloniferum unicamente por la presencia de un bulbillito (Jacobsen y Ownbey cit. en Jacobsen, 1979).

Se considera que A. glandulosum es una especie simpátrica de A. stoloniferum (Jacobsen, 1979). Unicamente se ha reportado para ambas especies su número básico $X=7$, su número cromosómico $n=14$ y su número diploide $2n=28$ por lo que son especies tetraploides; esto indica que puede existir una posible relación filogenética entre ambas especies, de ahí la importancia de obtener el patrón de bandas de las dos especies y de esta manera corroborar sus relaciones filogenéticas.

ANTECEDENTES

ADN Y GENES

La información que determina las características de las plantas ó animales se encuentra contenida en los genes; realiza su función mediante un proceso de reproducción que produce más unidades similares a ellos o de transcripción mediante el cual la información se transfiere hacia el lugar en que se traducirá, y uno de transducción mediante el cual se sintetizan las proteínas que intervienen en el metabolismo de la célula (Gardner, 1980).

Los genes se encuentran constituidos por el ácido desoxirribonucleico (ADN), el cual es un polímero largo formado por un gran número de subunidades llamados nucleótidos, cada nucleótido se compone de un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos (desoxirribosa) y una base nitrogenada, la cual puede ser una purina como la adenina o guanina ó una pirimidina como la citocina o timina. La unidad formada por un azúcar y una base constituye un nucleósido (Gardner, 1980; Lacadena, 1988; Smith y Keary, 1979).

La base material de la herencia radica en los genes, los cuales se localizan secuencialmente en los cromosomas y estos últimos dentro del núcleo (Robles, 1979).

Los cromosomas son cuerpos dotados de una organización e individualidad propia, capaces de autoduplicar su estructura física y química; contienen la información necesaria para el funcionamiento celular,

así como de la morfogénesis y reproducción de los organismos. Cada cromosoma se compone de un centrómero que divide al cromosoma en dos brazos de longitud variable, de áreas abultadas llamadas nudos o cromómeros y de pequeñas extensiones terminales de material cromatínico llamados satélites.

Según la posición del centrómero, los cromosomas se clasifican en cuatro tipos:

- 1) metacéntricos, el centrómero divide al cromosoma en dos brazos aproximadamente iguales.
- 2) submetacéntricos, hay diferencia de longitud entre los brazos, pero no excesiva.
- 3) acrocéntricos o subteloicéntricos, uno de los brazos es mucho más corto que el otro.
- 4) telocéntricos, el centrómero está en un extremo del cromosoma de manera que éste sólo tiene un brazo (Lacadena, 1988; Naranjo y Poggio, 1986; Saez y Cardoso, 1978).

Se puede observar sobre los cromosomas además las llamadas constricciones secundarias, que son pequeñas estrangulaciones observables en las cromátidas. Otra clase de constricción secundaria es el organizador nucleolar, región muy especial que aparece sólo en algunos cromosomas del complemento y que en células somáticas aparece ópticamente vacía por no presentar avidéz por los tintes normales utilizados para teñir ADN (Lacadena, 1988).

Los cromosomas están formados por fibras empaquetadas de cromatina las cuales a su vez se encuentran formados por el ADN, proteínas

histónicas, no histónicas y ARN (Saez y Cardoso, 1978).

Las histonas junto con el ADN, estudian la cromatina en un primer nivel de compactación que es el nucleosoma el cual esta compuesto de un octámero formado por dos moléculas de cada histona; a este octámero le rodea la doble hélice de ADN dandole cerca de dos vueltas completas denominandolo coro o corazón. La cadena de ADN presenta un puente, a la mitad del puente (entre coro y coro) se encuentra una molécula de histona la cual estabiliza, orienta y permite sobreponer uno tras otro los coros o corazones de cada nucleosoma (coro y puente), este estado de fibra representa el segundo nivel de estructuración de la cromatina siendo la compactación del ADN de 5 a 7 veces, resultando mil veces menor a la compactación del cromosoma metafásico. Si esta fibra se pliega en si misma se genera otra mayor al que se le denomina estado solenoide, siendo este el tercer nivel de estructuración, que corresponde a la configuración helicoidal de los nucleosomas.

El empaquetamiento permite concentrar al ADN otras 40 veces, en un cuarto o quiza un quinto nivel de estructuración, que podrían conformar las fibras del cromosoma metafásico (Lehninger, 1984; Wolfe, 1977).

MUTACIONES

La transmisión de la información hereditaria es un proceso conservativo, pero no perfecto, ocasionalmente pueden ocurrir errores, por lo que las células hijas difieren de las parentales en la secuencia o cantidad de ADN.

Las mutaciones pueden ser de tres tipos:

I.- Mutaciones puntuales. Se define como el cambio que implica a un sólo nucleótido o a una sola base. Estas mutaciones pueden ser de dos tipos:

Sustitución de bases. Se define como la sustitución de un nucleótido por otro; pueden ser de dos tipos: las primeras llamadas mutaciones de transición, las cuales sustituyen una purina por otra purina o una pirimidina por otra pirimidina; las segundas, llamadas mutaciones de transversión son aquellas que sustituyen una purina por una pirimidina o viceversa.

Mutaciones estructurales. Constituyen una larga fracción de muchas mutaciones espontáneas, generalmente se han observado en secuencias de pares de bases adyacentes (Ayala y Kiger, 1980).

II.- Cambios en la estructura cromosómica. Consiste en un reordenamiento de la disposición lineal de los genes en los cromosomas, unas veces con pérdida, otras con ganancia y otras sin variación en el contenido total de información genética.

Una variación cromosómica estructural puede afectar en el número de genes en los cromosomas (deleción y duplicación), o en la ubicación de los genes en los cromosomas (translocación e inversión) (Ayala y Kiger, 1980; Lacadena, 1988).

Deleción. Consiste en la pérdida de un segmento cromosómico y por consiguiente la información genética en él; cuando el segmento perdido es terminal se llama deficiencia y cuando es intersticial se llama deleción (Lacadena, 1988; Smith y Keary, 1979) (Fig. 1).

Duplicación. Se produce la reptición de un segmento cromosómico de mayor o menor extensión. Los segmentos duplicados generalmente se presentan en tandem (uno tras otro), tandem inverso (cuando el

orden de la duplicación de los genes esta opuesto) y tandem terminal (cuando el segmento duplicado se encuentra al final del cromosoma) (Ayala y Kiger, 1980; Lacadena, 1988) (Fig. 1).

Inversión. Un segmento cromosómico cambia de sentido dentro del propio cromosoma.

Las inversiones pueden clasificarse en simples y complejas.

Las inversiones simples se forman en un cromosoma determinado y sólo hay un segmento invertido.

Según su relación con el centrómero pueden ser: paracéntricas (cuando el segmento invertido no incluye el centrómero) y pericéntricas (cuando el centrómero está incluido en un segmento invertido, pudiendo cambiar la morfología del cromosoma).

Las inversiones complejas se originan cuando se invierten simultáneamente varios segmentos de un mismo cromosoma y pueden ser de dos tipos: independientes (cuando entre cada segmento invertido hay una zona que no ha sufrido cambio) y en Tandem (cuando dos segmentos invertidos están adyacentes) (Lacadena, 1988) (Fig. 1).

Translocación. En estas un fragmento de uno de los cromosomas se pega en un cromosoma no homólogo, es decir que algún segmento cromosómico cambia de posición dentro del complemento cromosómico modificando por tanto los grupos de ligamiento.

Se clasifican en dos grupos: translocaciones internas o intracromosómicas y translocaciones intercromosómicas. Las primeras suceden cuando se produce el cambio de posición de un segmento dentro del propio cromosoma; las segundas suceden cuando se produce el cambio de posición de algún segmento que pasa a situarse en otro cromosoma. Estas últimas son de dos tipos: dentro del propio cromosoma las llamadas de transposición que se presentan cuando un

segmento de un cromosoma pasa a otro y las recíprocas o de intercambio las cuales se presentan cuando el cambio de segmentos cromosómicos es mutuo entre dos cromosomas que pueden ser homólogos o no homólogos (Lacadena, 1988) (Fig. 1).

III.- Cambios numéricos. Estas variaciones pueden afectar a los cromosomas en conjunto, pudiendo ser de varios tipos:

Fusiones y Fisiones, son conocidos también como cambios Robertsonianos.

Fusiones céntricas. Resultan de las fusiones de dos cromosomas acrocéntricos o telocéntricos para dar lugar a un cromosoma metacéntrico.

Pueden ocurrir fusiones desiguales de brazos o segmentos cromosómicos en las que se incluye al menos un centrómero y material cromosómico no muy importante para la supervivencia del organismo.

Los segmentos pueden fusionarse en los puntos de ruptura y formar un cromosoma, que bien puede ser el punto de origen de los cromosomas supernumerarios.

Puede igualmente ocurrir que este cromosoma se pierda, ocasionando de cualquier forma una reducción en el número total de cromosomas. La presencia de fusiones del centrómero favorece la continuidad del total de brazos mayores o número fundamental aún cuando el número de cromosomas se vea alterado (Jones, 1978; Robertson, 1916) (Fig. 1).

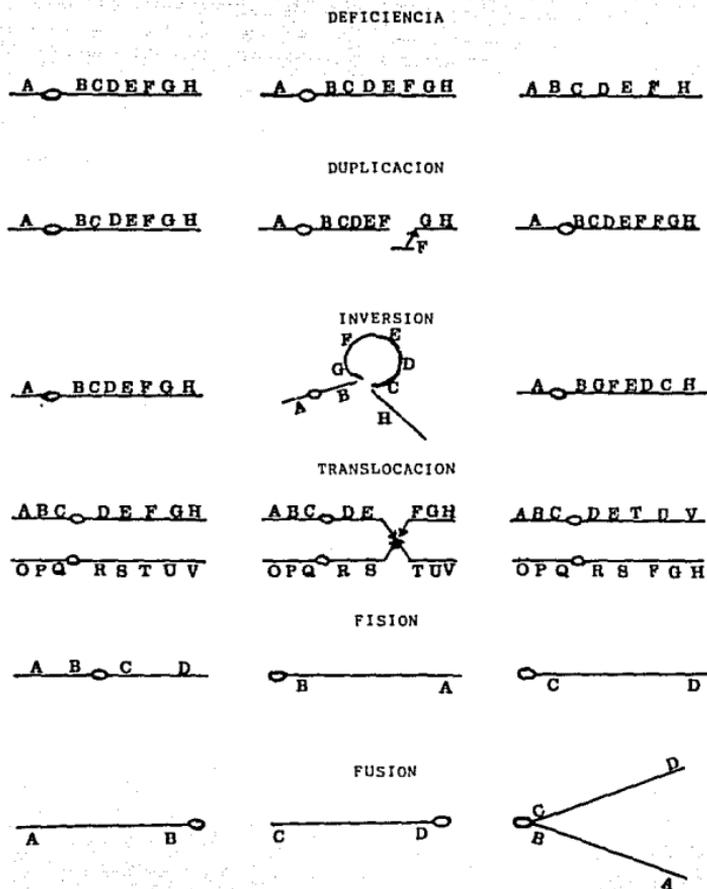
Fisión céntrica. Las fisiones centroméricas o translocaciones Robertsonianas originan cambios en la estructura del cromosoma, de forma que un cromosoma metacéntrico produce un par de cromosomas telocéntricos por una mala división del centrómero o puede implicar a un cromosoma donante que aporte un centrómero y dos telome-

ros. Estas alteraciones en la morfología del cromosoma no cambia el número total de brazos mayores o número fundamental (Jones, 1978; Lacadena, 1988) (Fig. 1).

Aneuploidia. Puede involucrar ganancia o pérdida de cromosomas; entre los aneuploides se encuentran organismos monosómicos, trisómicos, tetrasómicos, etc., que se refieren a la presencia de un número cromosómico determinado cero, una, dos, tres, cuatro veces en un organismo diploide (Gardner, 1980; Lacadena, 1988) (Fig. 1).

Poliploidia. Un organismo es poliploide cuando la dotación autosómica normal de un individuo, está compuesta por más de dos genomas o juegos completos de cromosomas. Si los genomas componentes son iguales, el poliploide es un autopolloide y se denomina tri-, tetra-, n-ploide según el número de juegos idénticos de cromosomas. Al parecer esto ocurre con frecuencia en células aisladas; los autopoliploides presentan grados variables de esterilidad, debido a que no hay un adecuado apareamiento durante la meiosis, produciendo a menudo disyunciones desiguales dando origen a células inviables (Gardner, 1980; Lacadena, 1988; Robles, 1986; Stebbins, 1971). Si los genomas que componen la dotación cromosómica del poliploide no son iguales entonces se llama alopoliploide, se producen cuando se mezclan por hibridación diferentes genomas por duplicado y su comportamiento meiotico esta influenciado grandemente por la afinidad u homología existente entre los genomas (Lacadena, 1988; Stebbins, 1971).

Figura 1. Rearreglos estructurales de los cromosomas



CARIOTIPO, NUMERO BASICO Y NUMERO FUNDAMENTAL

El cariotipo se define como el complemento cromosómico particular de una especie o grupo de individuos, así como las características morfológicas del cromosoma como son: a) diferencia en el tamaño de los cromosomas, b) diferencia en la posición del centrómero, c) diferencia en el número básico, d) diferencia en el número y posición de satélites (Lacadena, 1988; Stebbins, 1971).

El número básico de los cromosomas (X) es el número haploide más pequeño de una serie de poliploides (Gardner, 1980; Lacadena, 1988).

Es usado generalmente para completar características morfológicas, siendo un marcador útil, aunque puede conducir a consideraciones erróneas en lo que se refiere al grado de relación entre genotipo y taxa (Kenton, 1986; Gardner, 1980).

El número fundamental es el número total de brazos largos o mayores, siendo para cada cromosoma metacéntrico dos y uno por cada uno de los cromosomas acrocéntricos y telocéntricos (García, 1985; Palomino, 1985).

EVOLUCION DEL CARIOTIPO

La evolución de los cariotipos implica además de cambios en el número de los cromosomas, eventos cromosómicos como inversiones, deleciones, duplicaciones, fisiones y fusiones centroméricas (Palomino et

al., 1985).

En plantas superiores se aprecia que la evolución cromosómica ha sido básicamente por cambios en el nivel de ploidía (García, 1985).

Existen dos teorías relacionadas con la evolución del cariotipo: la primera se basa en el concepto de simetría del cariotipo, dada por Lewitzky cit. por Stebbins (1971); la segunda, esta relacionada con los sistemas Robertsonianos que implica fisiones y/o fusiones cromosómicas (Jones, 1978).

Teoría de Lewitzky

Lewitzky propone que las especies que presentan en la mayor parte de su complemento cromosómico cromosomas metacéntricos o submetacéntricos corresponden a un cariotipo simétrico por tanto da especies más primitivas, en tanto las especies más avanzadas poseen un cariotipo asimétrico y poseen cromosomas acrocéntricos o telocéntricos.

La evolución de un cariotipo asimétrico a partir de un simétrico ha sido estudiado ampliamente por varios autores en el género Crepis de la familia Asteraceae, así como en Delphinium y Aconitum de la familia Ranunculaceae. Las especies de este género presentan flores zigomórficas y un alto cariotipo asimétrico, mientras que las especies de los géneros Cathla, Trollium, Cimicifuga y Nigella de la misma familia, presentan flores menos especializadas (actinomorfas) y cariotipos menos asimétricos (Stebbins, 1971).

El incremento de asimetría resulta de inversiones pericéntricas y translocaciones desiguales en porciones de los brazos cromosómicos,

dando lugar a cambios en el número de centrómeros o de cromosomas independientes, además al convertir cromosomas metacéntricos a cromosomas acrocéntricos, las inversiones pericéntricas reducen el número fundamental de los brazos cromosómicos bien desarrollados, mientras que las fusiones céntricas entre cromosomas acrocéntricos o telocéntricos originan cromosomas metacéntricos, con lo que se obtiene una reducción en el número de centrómeros y cromosomas, sin alterar el número fundamental.

Otra característica que se toma en cuenta en la evolución del cariotipo, son los cariotipos bimodales (cromosomas largos y cortos); su origen es en dos direcciones: Stebbins (1971) sugiere que se derivan de cariotipos simétricos de origen poliploide y que los cromosomas pequeños de los cariotipos bimodales pueden ser el producto de alguna pérdida en los segmentos cromosómicos. El otro punto de vista, supone que el cariotipo bimodal puede resultar de las translocaciones desiguales, ya que ciertos cromosomas contribuyen periódicamente con segmentos u otros restos del mismo complemento cromosómico, produciendo una reducción en el tamaño de los cromosomas receptores, originando por tanto un cariotipo asimétrico (Stebbins, 1971).

Teoría de la Evolución del Cariotipo por Fusiones y/o Fisiones Robertsonianas

Jones (1977) propone que la tendencia hacia la asimetría es un cambio reversible, dándose una fusión primero y después una fisión.

Un cromosoma acrocéntrico o telocéntrico puede llegar a ser metacéntrico por inversiones pericéntricas o por fusiones céntricas, mien-

tras que un cromosoma metacéntrico puede convertirse en un acrocéntrico por fisiones, por lo que es evidente que los cromosomas tienen muchas veces cambios discretos secuenciales tanto hacia la simetría como hacia la asimetría (Jones, 1977; 1978).

Si la presencia en el cariotipo de metacéntricos es afectada por cualquier cambio adicional que modifique la forma de los cromosomas, debe disminuir el grado de simetría y cuando esto sucede, puede ser que los cromosomas sean una verdadera indicación de la evolución (Jones, 1977).

COMPOSICION QUIMICA DE LOS CROMOSOMAS

Un análisis químico de los cromosomas ha revelado que se componen principalmente de ADN, ARN, proteínas básicas (histonas) y proteínas ácidas (no histonas), así como de componentes minoritarios como lípidos, calcio, magnesio y posiblemente hierro (Bianchi, 1978; Lacadena, 1988; Swanson et al., 1968).

El ADN contiene sencillas secuencias de nucleótidos, las cuales se localizan en las regiones heterocromáticas de los organismos superiores, como las secuencias repetitivas y altamente repetitivas, estas últimas suelen agruparse en zonas concretas de los cromosomas (centrómero y telómero). El tamaño de las secuencias cortas es variable, desde menos de diez pares de bases por repetición hasta cientos (300-500) o incluso de varios miles (Lacadena, 1988; Lewin, 1980; Narayan, 1988).

El ADN y las histonas forman un complejo nucleoproteico que es la unidad básica de la estructura del cromosoma (Swanson et al., 1968).

Las histonas son proteínas básicas asociadas con el ADN en la cromatina celular. Estudios sobre la cromatina demostraron que esta se componía de un 68% a un 79% de proteínas, siendo de la mitad hasta las tres cuartas partes de estas (Gardner, 1980).

Stedman y Stedman cit. en Lenhinger (1984), postularon que las histonas actúan en el ADN para reprimir en una forma generalizada la actividad génica, siendo el grado de represión dependiente de las cantidades relativas de histonas y de ADN (Bianchi, 1978; Lenhinger, 1984).

La cromatina contiene también proteínas ácidas distintas de las histonas, estas son las no histonas. Básicamente estas proteínas se dividen en (a) proteínas ácidas (proteínas extraíbles con alcalis diluidos); (b) proteínas residuales (proteínas que permanecen en el precipitado después de la extracción de las histonas y las proteínas ácidas); (c) enzimas (Bianchi, 1978; Gardner, 1980; Lenhinger, 1984).

Las proteínas no histónicas pueden encontrarse en mayor concentración en las zonas de ADN con actividad génica. Se supone que una de sus funciones es de tipo estructural, así como la determinación específica de la transcripción y el control de la expresión génica (Bianchi, 1978; Lewin, 1980; Swanson et al., 1978).

PATRON DE BANDEO

Las histonas han sido implicadas frecuentemente como un factor mayoritario en el bandeo cromosómico (Retief et al. cit. en Comings 1978), sin embargo una de las razones por las que se cree que estas no están implicadas en el bandeo cromosómico es que al fijar los cromosomas en ácido acético-metanol y tratarlos con HCl 0.2N por más de 4 horas mostraban una tinción uniforme con Giemsa y si estos además eran tratados también con tripsina o sales apropiadas, se observaba un típico bandeo por lo que supusieron que las histonas eran eliminadas de los cromosomas por las soluciones de ácido acético-metanol y HCl 0.2N (Comings, 1978).

Algunos investigadores han indicado que el fijador acético-metanol sólo elimina la mayoría de las histonas. Brody cit. en Comings (1978), concluyó que el ácido acético-metanol (3:1) elimina cerca del 60% del total de histonas de las células de ratón (Comings y Avelino, 1974; Comings, 1978).

Pothier et al. cit. en Comings (1978) concluyeron que las histonas H no se eliminaban por completo de los cromosomas por medio del ácido acético-metanol y el HCl y que los cromosomas se teñían por la presencia de anticuerpos anti H ; una explicación a esto es que la gran cantidad de histonas utilizadas contenían proteínas no histónicas y que el bandeo era el resultado de estos anticuerpos a las proteínas no histónicas.

En una revisión de la estructura y función de la cromatina realizada por Comings (1972) sugirió que la información disponible evidenciaba algunas veces la presencia de dos tipos de cromatina: la eucro-

matina y la heterocromatina (Comings, 1978).

La eucromatina contiene la mayoría de los genes que sufren mutaciones detectables, citogenéticamente pasan por el ciclo regular de enrollamiento y desenrollamiento durante la división celular y en la interfase está por lo general tan difusa que es difícil descubrirla (Saez y Cardoso, 1978; Swason et al., 1968).

Heitz cit. en Lewin (1980) propuso el término heterocromatina para designar aquellas regiones de los núcleos en interfase, profase o telofase que muestran un mayor grado de condensación y un incremento de tinción (heteropicnosis positiva) (Bianchi, 1978; Lewin, 1980).

Brown cit. en Bianchi (1978) dividió a la heterocromatina en dos tipos: heterocromatina constitutiva y heterocromatina facultativa (Bianchi, 1978; Lewin, 1980).

HETEROCROMATINA CONSTITUTIVA

Se denomina heterocromatina constitutiva cuando se trata de material cromatínico localizado en ambos miembros del par de homólogos.

En especies animales y vegetales, se ha demostrado que la heterocromatina constitutiva se localiza en la región centromérica o pericentromérica y a menudo en los telómeros de los cromosomas (Lewin, 1980; Saez y Cardoso, 1978).

Pardue, Gall y Jones cit. en Saez y Cardoso (1978), encontraron en las regiones de heterocromatina constitutiva un tipo particular de ADN llamado ADN satélite. Estas regiones presentan una mayor tinción,

mostrando las áreas cromosómicas formadas por heterocromatina constitutiva las cuales recibieron el nombre de bandas C (Bianchi, 1978; Saez y Cardoso, 1978).

Se ha atribuido varias propiedades a la heterocromatina constitutiva como: alociclicidad, replicación sincrónica del ADN, menor síntesis de ARN, alto contenido de ADN satélite, además de sensibilidad a la acción de determinados agentes mutagénicos, carcinogénicos o clastogénicos (se define esta última como sustancias que dañan a los cromosomas, hecho detectable citogenéticamente) (Greilhuber, 1975; Levin, 1980).

Las regiones heterocromáticas (constitutivamente) son transcripcionalmente inactivas, debido probablemente a la fuerte compactación del ADN en la interfase el cual evita que el ADN sea accesible como plantilla para la transcripción, además es probable que estas regiones estén desprovistas de genes (Bianchi, 1978; Smith y Keary, 1979).

HETEROCROMATINA FACULTATIVA

La heterocromatina facultativa resulta de la inactivación selectiva de un sólo miembro del par cromosómico. Un ejemplo característico lo constituyen la inactivación de uno de los cromosomas X y que se observan en las células de las hembras en mamíferos (Guerra, 1988, Levin, 1980; Saez y Cardoso, 1978).

Las técnicas que proveen una diferenciación entre la eucromatina y la heterocromatina se basan en la forma de las regiones heterocromá-

ticas de los cromosomas, en la facilidad para generar bandas, en la reacción con los vapores de ácido nítrico y en los períodos relativamente prolongados de tratamientos fríos que son conocidos como "segmentos especiales o segmentos H" (Lavania, 1978).

El primer paso en la diferenciación de los cromosomas por bandeo se debió a la técnica de fluorescencia, utilizando como fluorocromo la mostaza de quinacrina y derivados introducida por Casperson y colaboradores cit. en Lacadena (1988); la intensidad y relación de cada una de estas bandas será distinta para cada cromosoma permitiendo sean identificados en la metafase y formando esencialmente los mismos patrones de bandeo (Lacadena, 1988; Levin, 1980), por tanto, el patrón de bandeo cromosómico será el conjunto de bandas de tamaño e intensidad de tinciones diferentes que aparecen sobre cromosomas determinados, este patrón será el mismo para cualquier tejido dentro de una misma especie que no cambia durante el desarrollo (Lacadena, 1988).

Los patrones de bandeo en algunas plantas, son revelados por pre-tratamientos con ácidos, sales y Giemsa, provocando una desnaturalización de la cromatina para producir las llamadas bandas C (Dyer, 1979; Fiskesjo, 1975).

El bandeo cromosómico permite la precisa identificación de cromosomas individuales y parte de estos, detección de cambios estructurales en la reconstrucción del cariotipo, estudios del polimorfismo en los cromosomas, diagnosis de malformaciones en los cromosomas humanos con la ayuda de células somáticas híbridas, etc. (Kenton, 1978; Lavania, 1978).

Aunque las técnicas de bandeo son muy variadas pueden agruparse en seis clases principalmente:

Bandas Q: Son bandas específicas de la región del ADN (ricas en A-T o G-C) pero con interacción de las proteínas cromosómicas; los cromosomas se tiñen con fluorocromos como la quinacrina. Estas bandas se presentan en animales superiores y plantas.

Bandas G: Son bandas fluctuantes que no se distinguen en interfase, aparecen como bandas oscuras (positivas) estrechas en profase y se van agrandando durante la metafase hasta alcanzar casi la mitad de la longitud del cromosoma. En metafase la tinción se hace uniforme por fusión de las bandas, desapareciendo las bandas negativas (claras). Estas bandas se presentan principalmente en animales superiores.

Bandas R: Son bandas compuestas de G-C en la replicación temprana del ADN; el patrón de bandeo resultante es esencialmente el reverso del bandeo G (de ahí su nombre).

Estas bandas también se presentan en animales superiores.

Bandas C: Son bandas que se producen por la interacción específica del ADN y las proteínas. El nombre de bandas C se debe a que produce bandas constantes que corresponden a regiones de heterocromatina constitutiva. Estas bandas permanecen condensadas en interfase, siendo visibles tanto en mitosis como en interfase y de tamaño relativamente constante. Las bandas más prominentes aparecen en muchos organismos en las regiones centroméricas y/o teloméricas. Estas bandas se presentan tanto en animales como en plantas.

Bandas T: Es una variante del bandeo R en el que las bandas se producen principalmente en las regiones teloméricas, son conocidas también como bandas terminales.

Bandas Cd: Estas bandas sirven principalmente para detectar el cinetocoro (Comings, 1978; Lacadena, 1988; Lavania, 1978; Sumner, 1976).

Vosa y Marchi (1972), fueron los primeros en describir las bandas cromosómicas en siete especies de plantas. Las bandas fueron localizadas en regiones terminales e intersticiales de los cromosomas, pero no se observó presencia de heterocromatina pericentromérica, la cual es muy común en cromosomas de animales superiores (Cortez et al., 1980). Más tarde Stack y Clark cit. en Lavania (1978), encontraron que en cromosomas de plantas superiores se presentaba también la heterocromatina pericentromérica (Cortez et al., 1980; Lavania, 1978).

Diversos estudios en muchas especies de plantas han demostrado que un patrón de bandas de segmentos heterocromáticos pueden ser fácilmente revelados por cualquiera de los fluorocromos específicos o varios tratamientos seguidos por la tinción con Giemsa u Orceína.

Sin embargo, solamente el tipo C o bandas de heterocromatina constitutiva han sido encontradas en plantas; las bandas tipo G no se han obtenido hasta ahora en plantas, aunque se han demostrado sin duda en animales (Schweizer, 1982; Vosa, 1976).

El bandeo ha sido especialmente útil para distinguir diferencias cariotípicas entre y dentro de especies altamente relacionadas. Se conocen casos en los que el bandeo C ha permitido distinguir diferentes razas citológicas, un ejemplo es Gibasis karwinskyana (Comelinaceae), en la que dos razas citológicas, posteriormente designadas como dos subespecies, fueron diferenciadas en base a sus patrones de bandeo, en

donde los cariotipos eran idénticos cuando se teñían con feulgen y al aplicar la técnica de bandeo observaron que las bandas C eran céntricas en la subespecie G. karwinskyana e intercalares en la subespecie G. palmeri (Kenton, 1978).

Se han diferenciado especies cultivadas de sus parientes silvestres, en Allium por ejemplo, la especie A. cepa se diferencia de A. carinatum, por presentar bandas terminales la primera y bandas intersticiales la segunda (Kenton, 1978, 1983; Vosa, 1976).

En Hordeum, el bandeo C ha permitido distinguir cariotipos tanto a nivel específico como intraespecífico (Linde-Laursen et al., 1980).

Aunque los conocimientos de las diferencias sobre la aparición de bandas C no son aún enteramente claras, es obvio que existen tres tipos de heterocromatina constitutiva en plantas: el tipo telomérico en los extremos de las cromátidas, el tipo centromérico en la constricción primaria y secundaria y el tipo intersticial o intermedio. Algunas de las plantas del género Allium como A. cepa y A. fistulosum presentan estos tres tipos de heterocromatina constitutiva (Fiskesjo, 1974).

Las bandas teloméricas son bandas grandes, más frecuentes y se pueden observar con claridad, pocas son pequeñas o raramente ausentes, dependiendo de la especie, en ciertos casos son seguidas por pequeñas bandas subteloméricas.

Las bandas centroméricas se encuentran localizadas en el centrómero, aunque algunas veces no se presentan.

Las bandas en posición media o intercalar son menos frecuentes que las anteriores y se pueden observar con claridad (Schubert et al., 1983).

Los cromosomas homologos pueden presentar heteromorfismo con respecto al patrón de bandeo, es decir poseer diferente número de bandas, un ejemplo lo podemos encontrar en uno de los individuos de G. karvinkyana, en la cual al analizar preparaciones bandeadas se observó un alto heteromorfismo en el tamaño de sus bandas céntricas (Kenton y Jones, 1985). En A. cepa y A. ascalonicum se detecta también alto heteromorfismo, principalmente entre los satélites y los segmentos terminales "H" en los cuales en algunas ocasiones presentan como dos bandas separadas (Vosa, 1976).

El heteromorfismo puede deberse a variaciones en el tamaño de bandas, a variaciones en el tamaño de los cromosomas y a la variación en el número y tamaño de satélites (Kamizyô y Tanaka, 1978; Kenton y Jones, 1985; Linde-Laursen et al., 1980; Vosa, 1976).

Algunas especies como A. cepa, A. fistulosum, A. galanthum y A. vavilovii todos con $2n=16$, se caracterizan por presentar bandas teloméricas, algunos presentan pequeñas bandas centroméricas y un organizador nucleolar que tiene una banda próxima a la constricción (Elkington et al., 1976).

Aún cuando se cree que la heterocromatina C parece no presentar genes funcionales, su posición en los cromosomas puede afectar la distribución de los quiasmas por medio de alguna ruptura en los bivalentes o multivalentes (Kenton y Jones, 1985).

Estudios realizados en el centeno por Jones cit. en Gustafson et al. (1983), detectó que la heterocromatina telomérica afecta la posición de los quiasmas, así como la formación de los univalentes.

Las técnicas de bandeo cromosómico como las de bandas C propor-

cionan una herramienta muy útil para el esclarecimiento taxonómico a diferentes niveles y ayuda a establecer la relación filogenética de los cromosomas de la mayoría de las especies de plantas (Badr y Elkington, 1984; Fiskesjo, 1974).

ANTECEDENTES DEL GENERO

TAXONOMIA

El género Allium pertenece a la clase Monocotiledoneae, superorden Liliifloreae, orden Asparagales, familia Alliaceae, subfamilia Allioideae; contiene cerca de 600 especies y cerca de 30 géneros (Dahlgren y Trevor, 1982).

Las plantas presentan un rizoma que es generalmente un bulbo compuesto de hojas carnosas y basales, amenuado radicales y dísticas, lámina plana y cóncava; escapo usualmente sólido y redondo; inflorescencia umbelada, cymosa subtendida por espaldas membranosas, las cuales pueden ser cortas o largas, usualmente divididas en dos o más bracteadas las cuales están siempre unidas a una base; perianto con segmentos 6-1 nervados, libres o poco unidas, variable en tamaño y color; estambres 6, los cuales pueden estar libres o unidos en la base de la corola o unos con otros; ovario súpero, trilobular de 1-10 óvulos por locus pero usualmente 2; estilo delgado, entero o trilobulado; fruto una pequeña capsula con dehiscencia longitudinal (Tindall, 1983).

Varias especies son utilizadas para la alimentación entre las que encontramos a Allium cepa vulgarmente conocida como cebolla; es una

Tabla 1. Características Morfológicas y Usos de Allium cepa, A. glandulosum, A. stoloniferum

Nombre científico	<u>Allium cepa</u>	<u>Allium glandulosum</u>	<u>Allium stoloniferum</u>
Nombre común	cebolla	cebolleta	_____
Forma de vida	hierbas bianuales	hierbas anuales	hierbas anuales
Bulbo	solitario, truncado de 6-12 cm. de diámetro, con unas pequeñas hojas en la base.	solitario, ovoide de 1 cm. de diámetro, con rizomas en la base.	solitario, ovoide con un rizoma largo y delgado que viene de la base.
Flores e inflorescencia	umbela terminal - que produce numerosas cymas, cada una con 5-10 flores, segmentos -- del perianto 6, - pétalos blanco-verdoso, 6 estambres, ovario súpero trilocular.	umbela terminal con pocas flores (menos de 15), segmentos - 6, pétalos rosados, 6 estambres, ovario súpero crestado.	generalmente una, segmentos del perianto 6, pétalos blancos, 6 estambres, ovario súpero no crestado.
Fruto	cápsula	cápsula	_____
Semilla	pequeña y lisa	pequeña finamente -- alveolada.	no se han observado
Uso	condimento alimenticio.	condimento alimenticio.	_____

planta cultivada mundialmente, muy utilizada en la alimentación e importante por sus propiedades medicinales (Tindall, 1983).

Esta especie ha sido sujeta a selección por muchos años especialmente en la India y Medio Oriente, su reproducción es relativamente fácil, su polinización generalmente es por medio de insectos (Grubben, 1977) (Tabla 1).

Otra especie de gran importancia es A. glandulosum vulgarmente conocida como cebolleta (Sanchez, 1976), es una planta comunmente silvestre, se extiende desde America hasta la República Mexicana (Jacobsen, 1978), es utilizada también en la alimentación (Tabla 1).

Otra especie importante y endémica de México es A. stoloniferum, es una planta silvestre y muy relacionada con A. glandulosum; presenta un bulbo solitario con un rizoma en forma de estolon y una sola flor blanca (Jacobsen, 1979) (Tabla 1).

ORIGEN

Ha sido señalado por Wulff cit. en Traub (1968) que la distribución presentada por algunas especies es un reflejo de la evolución geológica y cambios climatológicos que han sucedido en la tierra durante el período entero de su existencia (Traub, 1968).

De acuerdo con Polunin y Cain cit. en Traub (1968), la vegetación en la tierra tiende a ser ampliamente comparable en diferentes regiones durante la edad geológica temprana incluyendo el Mesozoico, pero esta uniformidad relativa no fue mantenida através del Cenozoico. Durante la era Cenozoica tardía (cerca de 25 a 1 millón de años) el es-

trecho de Behring fue un puente que facilitó la migración de plantas y animales, viéndose favorecida por la topografía, en donde la distribución de la flora fue circunpolar y circumboreal y distribuida en el Hemisferio Norte, por lo que supuso que las especies de Allium y sus géneros aliados Nothoscordum, Leucocoryne, Tulbaghis, Tristagma, Agapanthus, tuvieron esta distribución, la cual esta corroborada por Allium schoenoprasum que se encuentra en Eurasia y Norte América.

En el pleistoceno, aparentemente desaparecen la mayoría de las plantas, incluyendo las especies más primitivas de las Allium, las que retornaron a las regiones montañosas hacia el oeste en el norte de América y se difundieron hacia el este sobre llanos y praderas, desde los Apalaches hasta las costas del Atlántico. Esta migración es una línea de la explicación de la similitud marcada entre la flora del oriente de Asia y la del oriente del norte de América (Traub, 1968).

En una revisión de las especies comestibles de Allium, McCollum (1979) menciona que la cebolla (Allium cepa), ha sido cultivada desde tiempos muy antiguos en el Oriente Medio e India; se cree que fue introducida al Nuevo Mundo en 1494.

Ha sido usada como alimento, medicina y objeto religioso, en Egipto fue un alimento popular y representado en las tumbas de la primera y segunda dinastía 3200-2780 años antes de Cristo (Jones y Mann, 1963; McCollum, 1979).

Este género se presenta abundantemente desde el hemisferio norte hasta USSR. En Norte América son aproximadamente 70 las especies conocidas, perteneciendo 11 a Canadá y una a México (Tabla 2), además de las que se encuentran en Centro y Sur América (Ownbey y Aase, 1955;

Tabla 2. Distribución Geográfica de tres especies estudiadas del género Allium

Nombre científico	Distribución
<u>Allium cepa</u>	Mundial
<u>Allium glandulosum</u>	En estados Unidos, desde el Oeste de Texas al sur de Arizona, en México se le encuentra al sur del estado de Jalisco, Durango, Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Puebla, Estado de México. En Centroamérica en Honduras y Guatemala.
<u>Allium stoloniferum</u>	En México se localiza en Tlaxcala e Hidalgo.

Chinapa y Bassapa, 1986), todas las demás especies se encuentran en el continente Eurasiático.

De las tres especies que se analizaron, A. cepa es originaria del continente Eurasiático, mientras que A. glandulosum es una especie Americana y A. stoloniferum es una especie endémica Mexicana (Jacobsen, 1979; Traub, 1968) (Tabla 2).

IMPORTANCIA ECONOMICA

Este género es importante desde el punto de vista alimenticio y económico, la cebolla es la especie principal de este género, se considera la segunda especie vegetal más importante del mundo despues del tomate, ya que presenta un gran desarrollo comercial por su gran demanda tanto en grandes comercios, como en pequeños mercados (Grubben, 1977; McCoillum, 1979).

Todas las variedades de cebolla, incluso las que se hallan en estado silvestre, contienen un glucósido parecido con la esencia de mostaza, un aceite volátil picante, una hormona vegetal parecida a la insulina, así como grandes cantidades de vitamina C y otras sales minerales (Alzugaray y Alzugaray, 1984).

CITOGENETICA

Aparentemente en el Norte de América, después del período interglacial, las especies de Allium (según Hultén cit. en Traub, 1968) no sufrieron una reducción drástica, de las cuales un 95% de las especies presentan un $X=7$ y sólo dos especies presentan un $X=8$, extendiéndose estas últimas de Eurasia a Norte América, sugiriendo un ancestro común -A. tricocum- entre ambas especies; este apareció al mismo tiempo que el período interglacial, en donde la mayoría de las especies que tenían una distribución circunpolar y circunboreal presentaban un $X=7$, sugiriéndose que el $X=8$ derivó de éste.

En Africa y Eurasia las especies de Allium presentan sólo un 10% con número cromosómico $X=7$, mientras que el 88% presenta un número cromosómico $X=8$, muy pocas presentan $X=9$ y sólo dos un $X=10$, esto probablemente se debe a que los sobrevivientes del interglacial comenzaron a multiplicarse en Eurasia y que las especies con número básico $X=8$ derivaron de las más primitivas con un $X=7$, desplazándose hacia una vasta zona no poblada y empezando una mejor adaptación a las nuevas condiciones, incrementándose rápidamente en proporción a las especies con un $X=7$ (Johnson, 1982; Traub, 1968).

Stearn cit. en Traub (1968), propuso la hipótesis de que las especies de Allium del Nuevo y Viejo Mundo evolucionaron paralelamente de un protoallium el cual fue de tipo rizomatoso y forma bulbosa, sin embargo es difícil la posibilidad de que las especies del Viejo Mundo y las del Nuevo Mundo tuvieran este tipo de evolución antes del período

interglacial, lo que sí es probable es que con el tiempo el número cromosómico $X=8$ apareció a partir de $X=7$, teniendo como evidencia en Norte América a A. tricoccum con $2n=$ -,32, especie rizomatosa con hojas pecioladas, A. validum con $2n=28,56$ y por último a las especies más numerosas con bulbos verdaderos, hojas planas, cilíndricas o estriadas con número básico de $X=7$ (Traub, 1968).

Han sido muchas las especies de Allium de las que se tienen reporte de los números cromosómicos en la actualidad, de los cuales se mencionarán únicamente los analizados en este trabajo.

Allium cepa ampliamente estudiada desde fines del siglo pasado, presenta un $2n=16$ (Federov, 1974; Goldblatt, 1981), con excepción de los números reportados por Battacharyya (1976) que presenta un $2n=16,32$ y por Roy cit. en Goldblatt (1981) con un $2n=16,32,64$.

Allium glandulosum y Allium stoloniferum presentan un $2n=28$ (Goldblatt, 1981).

OBJETIVOS

- Obtención del patrón de bandas C de las especies Allium cepa, Allium glandulosum y Allium stoloniferum.
- Comparación del patrón de bandas C de A. cepa cultivadas en México con el patrón de bandas C de A. cepa cultivadas en Europa ya reportado en la literatura.
- Analizar y comparar el patrón de bandas C de las especies A. glandulosum (especie de origen americano) y A. stoloniferum (especie endémica mexicana), para comprobar la existencia de una posible relación filogenética entre ambas especies.

MATERIAL Y METODO

Para el presente estudio se utilizaron plantas de las especies Allium cepa, A. glandulosum y A. stoloniferum, distribuidas en los estados de Michoacan, México e Hidalgo, estos materiales fueron depositados en la colección del Jardín Botánico del Instituto de Biología y mantenidos en el invernadero, los ejemplares de herbario se depositaron en el Mexum y fueron determinados por la M. en C. Raquel Galvan del Instituto Politecnico Nacional (los datos de las localidades de origen se presentan en la Tabla 3).

Para la obtención de raíces de Allium cepa se utilizaron tres bulbos de la misma localidad. Se colocó la parte inferior del bulbo en un frasco con agua y se esperó de tres a cinco días para el desarrollo de la raíz.

Para la obtención de las raíces de A. glandulosum y A. stoloniferum se utilizaron de 20 a 30 bulbos por localidad, se colocaron en macetas con tierra y se regaron a principios de primavera de dos a tres veces por semana, manteniéndolas a una temperatura de 18 a 20 grados centígrados en los invernaderos del Jardín Botánico.

Una vez que los bulbos empezaron a enraizar y aparecieron las raíces, estas se cortaron entre siete y ocho de la mañana escogiendo preferentemente aquellas que presentaran una longitud de 1-3 cm., enseguida se introdujeron en una solución de 8-hidroxiquinoleina con una molaridad de 0.002M a 18 grados centígrados durante 5-6 horas en la oscuridad. Esto tiene como finalidad acumular la mayor parte de células en metafase.

Posteriormente las raíces se lavaron en agua destilada y se fijaron en Farmer que es una mezcla de etanol-acético en una proporción de 3:1, por un tiempo mínimo de 5 horas.

Para la obtención de bandas se utilizó la técnica de bandas C de Schwarzacher, Ambros y Schweizer modificada por Kenton (1981).

Esta técnica de bandas C se realizó en dos etapas:

Primera etapa

Se lavaron las raíces (pretratadas y fijadas) con buffer citrato pH 4.8 durante treinta minutos.

Se incubaron las raíces en una solución compuesta por pectinasa, celulasa y buffer, a 37 grados centígrados de ocho a diez minutos dependiendo de la especie.

Se colocaron las raíces de nueva cuenta en buffer pH 4.8 (aquí se pueden conservar hasta 24 horas).

Se colocaron los ápices radiculares en un portaobjetos con una gota de ácido acético al 45%, se le colocó el cubreobjeto y en seguida se golpeó con la punta de las pinzas de relojero ligeramente con el fin de separar a las células, después con la goma de un lápiz se procedió a aplastar, con el fin de tener mejores campos de observación.

Se procedió a observar al microscópio y se escogieron aquellas preparaciones que presentaban mejores células en metafase, fijando el tejido al portaobjeto por medio de la técnica del hielo seco o congelación propuesta por Conger y Fairchild (1953), posteriormente se deshidrataron en alcohol absoluto y se almacenaron de 3-5 días.

Segunda etapa

Se incubaron las preparaciones en ácido acético al 45% a una temperatura de 60 grados centígrados durante 25 minutos.

Se enjuagaron las preparaciones durante quince minutos en agua corriente y en agua destilada por unos segundos.

Se trataron las preparaciones durante diez minutos con una solución de Hidroxido de Bario a temperatura ambiente y posteriormente se procedió a enjuagar de nueva cuenta en ambas aguas el mismo tiempo.

Después de esto se incubaron en una solución de cloruro de sodio y citrato de sodio (2xSSC), durante 110 minutos aproximadamente, posteriormente se enjuagaron en agua corriente durante quince minutos y en agua destilada unos segundos.

Se tiñeron las preparaciones con Giemsa (3-4%, en buffer fosfato), esperando de quince a veinte minutos. Se procedió a observar al microscópio hasta obtener una tinción favorable y observar bandas en los cromosomas.

Después se fotografiaron las preparaciones con mejores campos en el fotomicroscópio Carl Zeiss, Optovar 1.25 y con un objetivo de 100X.

Una vez seleccionados los mejores campos y haberlos fotografiado, se elaboraron los patrones de bandas de la siguiente manera: con ayuda de una regla se midieron cada uno de los cromosomas de las tres especies, así como cada una de las bandas (teloméricas, centroméricas e intermedias).

El apareamiento y ordenamiento de los cromosomas fue de acuerdo a la longitud y posición del centrómero, siendo clasificados posteriormente de acuerdo a la clasificación de Naranjo et al. (1986).

Tabla 3. Localidades de origen de las muestras estudiadas del género Allium.

Especie	Colector	No. de colecta	Localidad
<u>Allium cepa</u>	M.J. Salas M. Jiménez	<u>04A</u> <u>05B</u> <u>06C</u>	Compradas en el mercado; provenientes del estado de Michoacan. mayo, 1987.
<u>Allium glandulosum</u>	G. Palomino V. Romo R. Galvan	<u>132</u>	Camino a 10a baños de Netzahualcoyotl, Estado de México. septiembre, 1983.
<u>Allium stoloniferum</u>	G. Palomino P. Mercado R. Galvan V. Romo	<u>002</u>	Ejido el cerezo, 1Km al sureste del Cerro de las Ventanas, Hidalgo. septiembre, 1983.

RESULTADOS

En este estudio se obtuvo el patrón de bandas C de Allium cepa, A. glandulosum y A. stoloniferum.

Las tres muestras de A. cepa estudiadas presentaron un $X=8$, $2n=16$ y un n.f.=32 (Tabla 4).

El complemento cromosómico encontrado consistió de 6 pares de cromosomas metacéntricos (m), 2 pares de cromosomas submetacéntricos (sm) y variación en la presencia de satélites (Tabla 4).

En la muestra A se observaron bandas teloméricas en los 6 pares de metacéntricos (pares 1,3,4,5,6,7 Fig. 2 y 3) y en los dos pares de submetacéntricos (pares 2,8 Fig. 2 y 3). Se observaron además bandas intercalares, una en el par (2) de submetacéntricos y una banda intercalar heteromórfica en el par (8) submetacéntrico con satélite, también se observó una banda intercalar heteromórfica en el par 6 metacéntrico (Fig. 2 y 3).

En la muestra B al igual que en la anterior se presentaron bandas teloméricas en los 6 pares de metacéntricos y en los dos pares de submetacéntricos; además se observó una banda intercalar heteromórfica en el par 7 metacéntrico con un satélite y una banda intercalar heteromórfica cercana al centrómero en este mismo par. Se encontraron también bandas centroméricas en los pares 4,5 y 7 de metacéntricos y bandas centroméricas heteromórficas en el par 1 metacéntrico y en el par 2 submetacéntrico. En la mayoría de las células observadas se encontró

un satélite en un cromosoma de un par metacéntrico heteromórfico y un satélite en un cromosoma de un par submetacéntrico (Fig. 4 y 5; Tabla 5).

En la muestra C se observaron bandas teloméricas únicamente en los pares 1,2,8 de metacéntricos y en el par de submetacéntricos número 4, en los pares 3,6,7 de metacéntricos restantes y en el par de submetacéntricos número 5 se observaron bandas teloméricas heteromórficas; también se observó una banda intercalar heteromórfica en el par 2 de metacéntricos y una banda intercalar heteromórfica en un cromosoma del par 4 de submetacéntricos. Se encontraron también bandas centroméricas en este mismo par; mientras que en el par 5 de submetacéntricos y el par 6 de metacéntricos se observó una banda centromérica heteromórfica (Fig. 6 y 7; Tabla 5).

Al hacer una comparación entre el patrón de bandas de A. cepa mexicana y A. cepa europea reportada en la literatura se encontró que la población mexicana presenta un mayor grosor en las bandas teloméricas, una mayor cantidad de bandas intercalares, así como la presencia de bandas centroméricas, estas últimas no se encuentran presentes en el patrón de bandas europeas (Fig. 8).

La segunda especie estudiada A. glandulosum, presentó un $2n=28$ $X=7$ y $n.f.=56$ (Tabla 4).

El complemento cromosómico encontrado consistió de 11 pares de cromosomas metacéntricos (m) y 3 pares de submetacéntricos (sm) y la presencia de un satélite heteromórfico en un par de submetacéntricos (Tabla 4).

En estas plantas se observaron bandas teloméricas en los pares 1, 2, 4, 5, 6, 9, 10, 11 y 12 de metacéntricos y en tres pares (3, 7, 14) de submetacéntricos. En los pares 8 y 13 de metacéntricos restantes se observaron bandas teloméricas heteromórficas. Así mismo se observó también una banda intercalar en el par metacéntrico número 8, así como dos bandas intercalares heteromórficas en uno de los cromosomas.

Se encontraron bandas centroméricas en los pares 8 y 11 de cromosomas metacéntricos y una banda centromérica heteromórfica en el par 3 submetacéntrico y en el par 6 metacéntrico.

En la mayoría de las células observadas se encontró la presencia de un sólo satélite en un cromosoma del par 14 submetacéntrico (Fig. 9 y 10; Tabla 5).

A. stoloniferum presentó al igual que la especie anterior, un $2n=28$, $X=7$ y $n.f.=56$ (Tabla 4).

El complemento cromosómico encontrado consistió de 11 pares de cromosomas metacéntricos (m) y 3 pares de cromosomas submetacéntricos (sm) y la presencia de satélites heteromórficos en los pares 13 y 14 de metacéntricos.

En estas plantas se observaron muy pocas bandas teloméricas, ya que solamente en el par 1 de metacéntricos se presentaron en ambos telómeros, en todos los demás pares metacéntricos y submetacéntricos se presentaron bandas teloméricas heteromórficas, a excepción del par 6 metacéntrico en el que no se observaron estas bandas.

En todos los pares de cromosomas se observaron bandas intercalares heteromórficas exceptuando el par 14 de metacéntricos que no las presentó.

También se observaron bandas centroméricas heteromórficas en los

pares 6 y 8 de metacéntricos y en los pares 5,9 y 11 de submetacéntricos. En la mayoría de las células observadas se presentó únicamente un satélite en uno de los cromosomas de los pares 13 y 14 de metacéntricos (Fig. 11 y 12; Tabla 5).

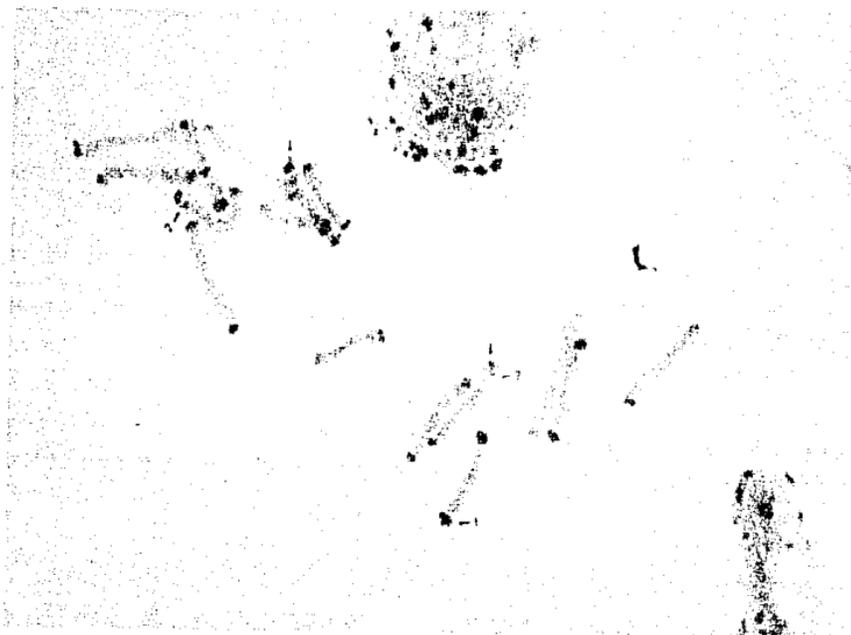


Figura 2. Célula somática de Allium cepa de la muestra A de la población de Michoacan, presentando un $2n=16$; se observan claramente las bandas teloméricas señaladas con el número 1, así como las bandas intercalares que se señalan con el número 2. Las flechas muestran el par de satélites.

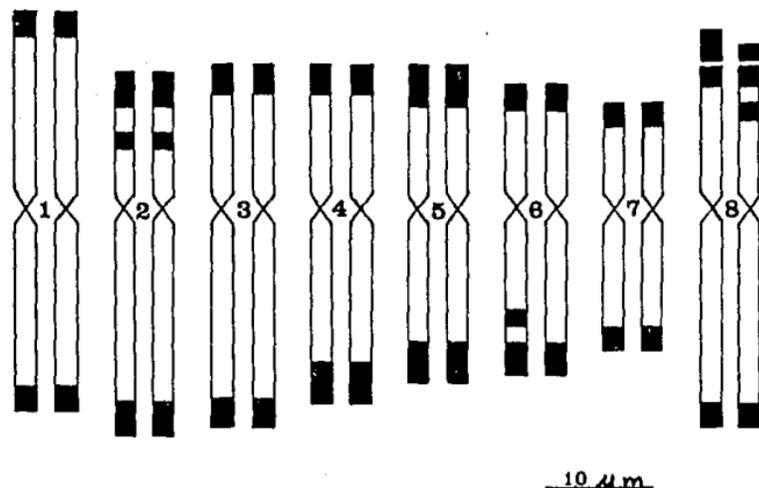


Figura 3. Patrón de bandas de *Allium cepa* de la muestra A de la población de Michoacan. Presentó un $2n=16$ y un par de satélites en el par cromosómico 8. Los cromosomas del par 2 muestran una banda intercalar. Los pares 6 y 8 presentan una banda intermedia heteromórfica.



Figura 4. Célula somática de Allium cepa de la muestra B de la población de Michoacan, presentando un $2n=16$. Se observan claramente las bandas teloméricas, señaladas con el número 1, así como las bandas intercalares con el número 2. Las bandas centroméricas señaladas con el número 3. Las flechas muestran los satélites, presentes en un metacéntrico y en un submetacéntrico.

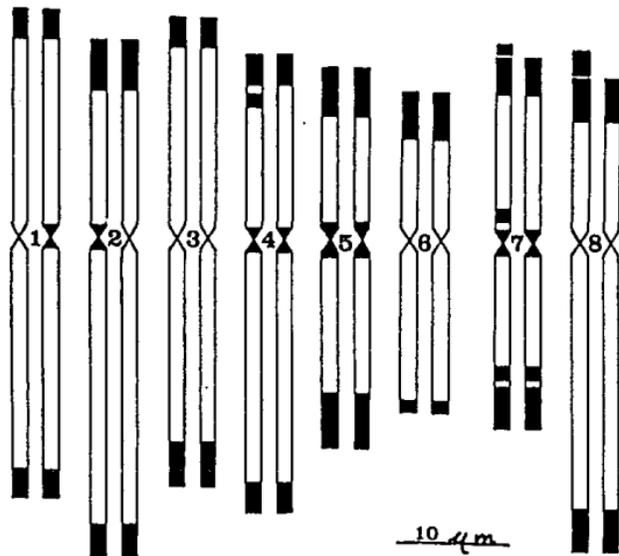


Figura 5. Patrón de bandas de Allium cepa de la muestra B de la población de Michoacan. Presentó un $2n=16$. Mostrando en el par 7 un cromosoma metacéntrico con un satélite y en el par 8 un cromosoma submetacéntrico con un satélite. Los cromosomas de los pares 4 y 7 presentan bandas intermedias heteromórficas. Un cromosoma de los pares 1 y 2 presentaron bandas centroméricas heteromórficas.



Figura 6. Células somáticas de Allium cepa de la muestra C de la población de Michoacan, presentando un $2n=16$. Se observa la ausencia de bandas teloméricas en algunos cromosomas, señalados con el número 1. Las bandas intercalares heteromórficas se señalan con el número 2 y las bandas centroméricas con el número 3. Las flechas muestran los satélites en un par de metacéntricos.

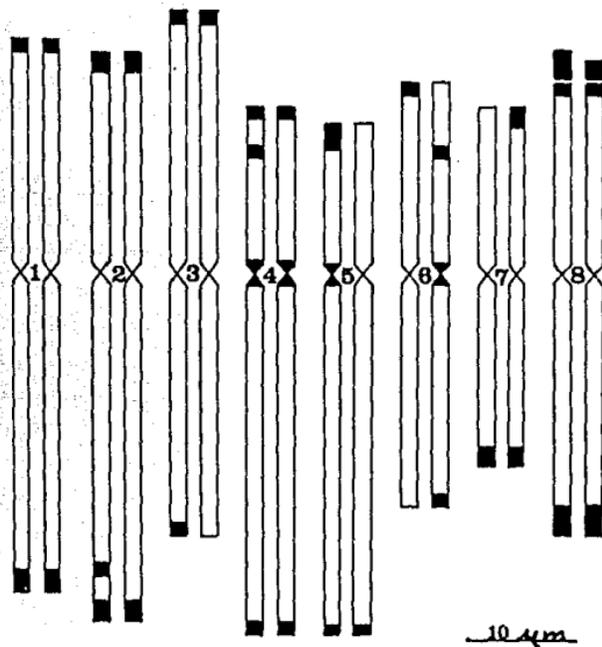


Figura 7. Patrón de bandas de Allium cepa de la muestra C de la población de Michoacan. Presentó un $2n=16$ y un par de satélites en el par 8 de metacéntricos. Los dos cromosomas de los pares 5 y 6 presentan bandas centroméricas heteromórficas. Tres cromosomas de los pares 3, 6 y 7 presentan bandas teloméricas heteromórficas.

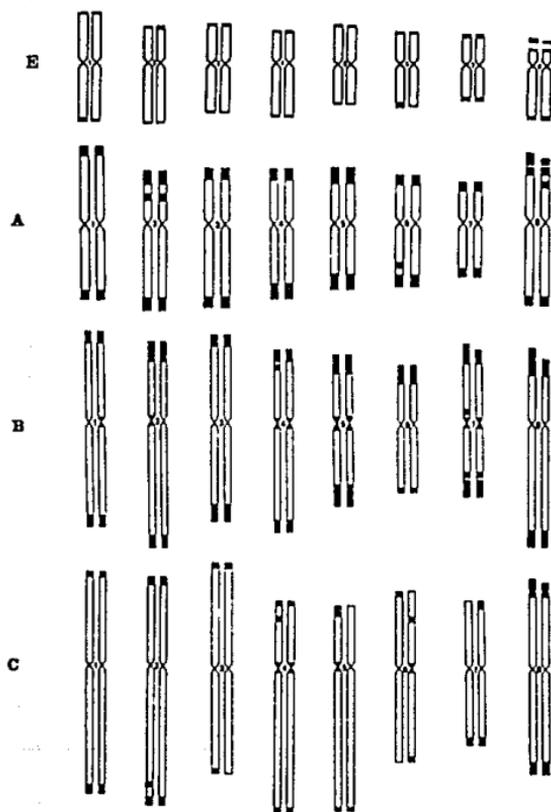


Fig. 8. Patrón de bandas de Allium cepa europea y mexicana. El patrón de bandas de poblaciones europeas señalado con la letra E presenta bandas teloméricas en todos los cromosomas, así como una banda intercalar en el par 7. Las letras A, B y C señalan los patrones de bandeo obtenidos de una población del estado de Michoacán, México. Las muestras mexicanas presentan un mayor número de bandas (intercalares y centroméricas) en comparación con el patrón de bandas de las poblaciones europeas.

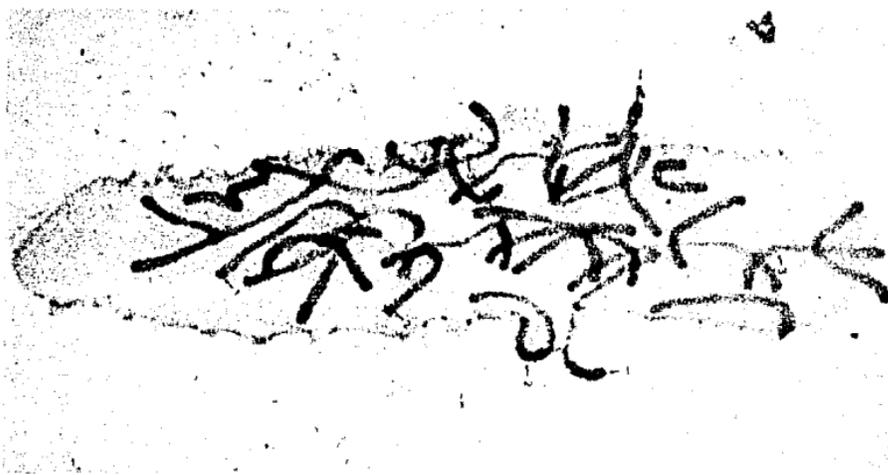


Figura 9. Célula somática de Allium glandulosum, presentando un $2n=28$. Se observan bandas teloméricas en todos los cromosomas, señalados con el número 1, así como débiles bandas intercalares, indicadas con el número 2 y algunas bandas centroméricas señaladas con el número 3. Se observa un sólo satélite en un cromosoma submetacéntrico, mostrado por una flecha.

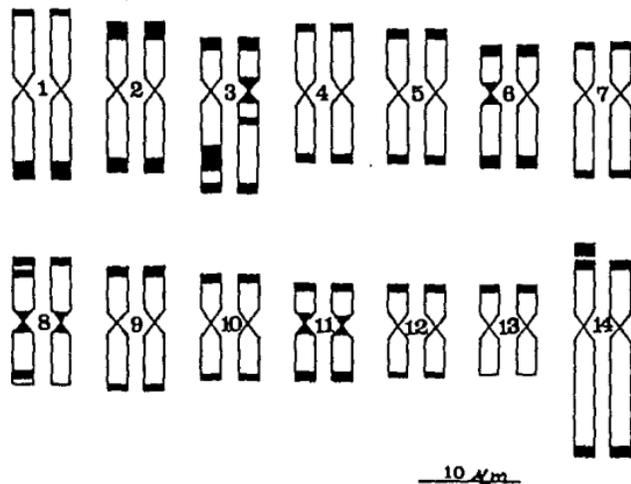


Figura 10. Patrón de bandas de *Allium glandulosum*, con $2n=26$ y un cromosoma submetacéntrico con un satélite. En un cromosoma del par 8 se presentan bandas intermedias heteromórficas. El brazo largo del par 3 de submetacéntricos presenta bandas intercalares y centroméricas heteromórficas. Un cromosoma del par 6 presentó bandas centroméricas heteromórficas.

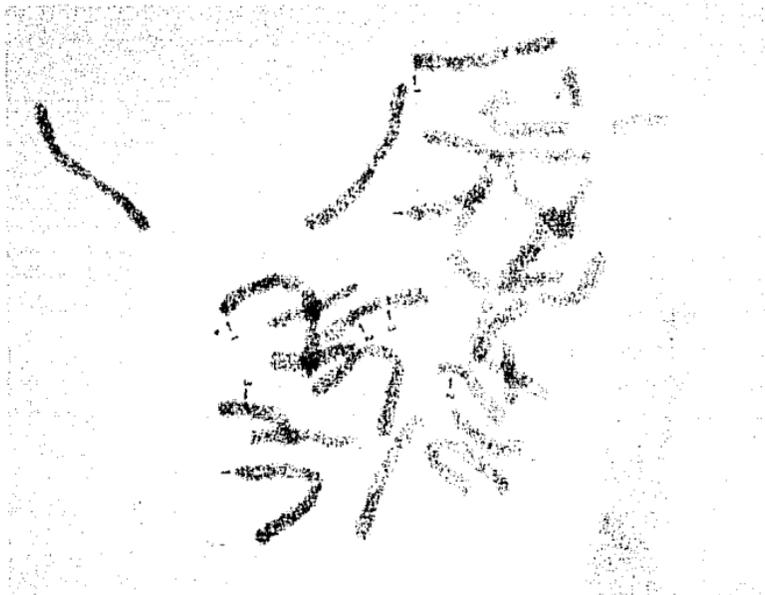


Figura 11. Célula somática de Allium stoloniferum, presentando un $2n=28$. Se pueden observar muy débiles y escasas bandas teloméricas señaladas con el número 1, así como también débiles bandas intercalares heteromórficas indicadas con el número 2 y algunas bandas centroméricas mostradas con el número 3. Las flechas señalan los satélites uno en un cromosoma metacéntrico del par 13 y otro en uno del par 14.

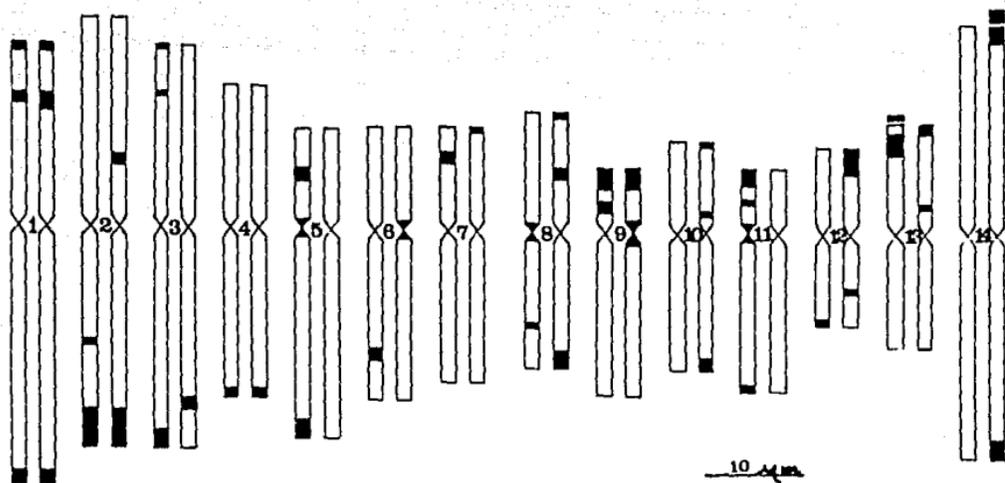


Figura 12. Patrón de bandas de *Allium stoloniferum*, con $2n=28$, mostrando en el par 13 un cromosoma metacéntrico con un satélite y en el par 14 un cromosoma metacéntrico también con un satélite. Los pares 3,5,7,8,10,11,13 y 14 presentan bandas teloméricas heteromórficas, mientras que los pares 5,6,7,9,10,11 y 12 mostraron bandas intercalares heteromórficas y los pares 5,6,8,9 y 11 tienen bandas centroméricas heteromórficas.

Tabla 4. Análisis cariotípico de A. cepa, A. glandulosum y A. stoloniferum

Especie	2n	Formula cariotípica	satélites	n.f.
<u>Allium cepa</u>	16	A 6m + 2sm	1 sm**	32
	16	B 6m + 2am	1 sm*, 1 m*	32
	16	C 6m + 2sm	1 m**	32
<u>Allium glandulosum</u>	28	11m + 3sm	1 sm*	56
<u>Allium stoloniferum</u>	28	11m + 3sm	1 m*, 1 m*	56

sm* satélite en un submetacéntrico

m* satélite en un metacéntrico

sm** satélites en el par de submetacéntricos

m** satélites en el par de metacéntricos

Tabla 5. Patrón de bandas C de A. cepa, A. glandulosum y A. stoloniferum

Especie	No. de cariotipo colecta	6m + 2sm	TIPO DE BANDAS			
			Bandas teloméricas	Bandas intercalares	Bandas centro-méricas	satélite
<u>A. cepa</u>	04 <u>A</u>	6m + 2sm	m ₁ , m ₂ , m ₃ , m ₄ , m ₅ , m ₆ , sm ₁ , sm ₂ **	m ₇ , sm ₃ , sm ₄		sm ₂ ** con satélite de diferente tamaño.
	05 <u>B</u>	6m + 2sm	m ₁ , m ₂ , m ₃ , m ₄ , m ₅ , m ₆ , sm ₁ , sm ₂ *	m ₇ h, m ₈ *h	m ₉ h, m ₁₀ , m ₁₁ , m ₁₂ , sm ₃ h	m ₈ * con un satélite. sm ₂ * con un satélite.
	06 <u>C</u>	6m + 2sm	m ₁ , m ₂ , m ₃ h, m ₄ h, m ₅ , m ₆ ** sm ₁ , sm ₂ h	m ₇ h, sm ₄ h	m ₉ h, sm ₅ , sm ₆ h	m ₆ ** con dos satélites de diferente tamaño.
<u>A. glandulosum</u>	132	11m + 3sm	m ₁ , m ₂ , m ₃ , m ₄ , m ₅ , m ₆ , m ₇ , m ₈ , sm ₁ , sm ₂	m ₉ h, sm ₃ h	m ₁₀ , m ₁₁ , m ₁₂ h, sm ₄ h	sm ₂ * con un satélite.

Tabla 5. Patrón de bandas C de A.cepa, A.glandulosum y A.stoloniferum
(continuación)

TIPO DE BANDAS						
Especie	No. de colecta	cariotipo	Bandas telome- ricas	Bandas interca- lares	Bandas centro- mericas	satélite
<u>A. glandulosum</u>	132	11m + 3sm	m ₁₁ , m ₁₂ , m ₁₃ , sm ₃ , sm ₇ , sm ₁₄ *			
<u>A. stoloniferum</u>	002	11m + 3sm	m ₁ , m ₂ , m ₃ h, m ₄ , m ₅ h, m ₆ h, m ₁₀ h, m ₁₁ , m ₁₂ *h, m ₁₄ *h, sm ₅ h, sm ₈ h, sm ₁₁ h	m ₁ , m ₂ , m ₃ , m ₆ h, m ₇ h, m ₈ , m ₉ h, m ₁₂ h, m ₁₃ *, sm ₅ h, sm ₈ h, sm ₁₁ h	m ₆ h, m ₈ h, sm ₅ h, sm ₆ h, sm ₁₁ h	m ₁₃ * con un satélite. m ₁₄ * con un satélite.

m = metacéntrico

sm = submetacéntrico

h = banda heteromórfica

1,2,3... número de par cromosómico

* = presenta un satélite

** = presenta dos satélites

DISCUSION

En este estudio se obtuvo para tres muestras de una población de A. cepa del estado de Michoacan México, un $X=8$, un $2n=16$ y también se determino su cariotipo, el cual resulto ser de $6m + 2sm$ con un satélite heteromórfico en un metacéntrico y otro en un submetacéntrico.

Estos parámetros resultaron ser igual para el determinado en las especies distribuidas en el Viejo MUndo y reportado por Taylor cit. en Levan (1932), Ovnbey (1955), Battaglia (1957), Vosa (1976), Sato (1981).

Esta situación de heteromorfismo en los satélites del par de metacéntricos y submetacéntricos también fue observado en los cariotipos de A. cepa obtenidos por Jiménez (1988).

Este cariotipo parece ser muy estable y se ha mantenido en las especies de A. cepa cultivadas en México.

El patrón de bandas obtenido en este estudio para A. cepa es similar al descrito por El-Gadi y Elkington (1975), Vosa (1976), Sato (1981), sin embargo presentó algunas variaciones como son: el tamaño de las bandas teloméricas que indican la existencia de polimorfismo en los cromosomas, situación particularmente observada en los patrones de las muestras B y C. Según Linde-Laursen et al. (1980), estas divergencias pueden ser debidas a la cantidad de heterocromatina constitutiva presente en el genoma, la cual se puede detectar en la interfase, por la aparición de los cromocentros poco o muy conspicuos.

En las tres muestras de la población mexicana de A. cepa, los satélites se presentaron en un par de submetacéntricos o en condición hete-

romórfica, presentandose esta última también en un par de metacéntricos, lo que fue evidenciado con la tinción Giemsa. Esta situación también ha sido observada en las especies europeas y en los resultados observados por Battaglia (1957) y Sato (1981). Estos autores al igual que Levan (1932) y Schubert (1983) quienes también obtuvieron patrones de bandas C en poblaciones europeas de A. cepa suponen que la variación de los satélites y el polimorfismo se deben a translocaciones o deleciones de fragmentos.

Allium cepa ha sido una especie domesticada y sujeta a selección de genotipos por muchos años, por lo que su desarrollo ha sido más o menos diverso en forma y color de la flor. El alto rendimiento y calidad que se presentan en los cultivos de cebolla han sido el resultado de diversas cruzas entre ellas, dando como resultado híbridos con características tanto morfológicas como genotípicamente superiores a las plantas que le dieron origen, así como una mayor resistencia a las enfermedades (Grubben, 1977; Hernandez, 1973; McCollum, 1979; Putter y DeVoren, 1988).

Los trabajos sobre selección de genotipos son económicamente importantes en las cosechas y podrían llegar a ser un requerimiento necesario para la selección de plantas cultivadas, como es el caso de la cebolla (Grubben, 1977).

En esta investigación se obtuvo para A. glandulosum especie de origen Americano un número cromosómico de $2n=28$ con un $X=7$. Estos datos coinciden con los ya reportados por Jacobsen y Ownbey (1976).

El cariotipo obtenido fue de $11m + 3sm$ y un satélite heteromorfo en un par de submetacéntricos, el cual coincidió con el reportado

para esta especie por Jiménez (1988).

En este trabajo se reporta por primera vez el patrón de bandas C de A. glandulosum, observándose la presencia de heterocromatina constitutiva en sus tres tipos, detectando bandas teloméricas, centroméricas e intermedias.

Las bandas centroméricas e intermedias fueron escasas lo que probablemente se debió a la baja cantidad de heterocromatina constitutiva que presentaban los cromosomas y que pudo detectarse por la presencia de cromocentros poco conspicuos en la interfase nucleolar, como ya ha sido propuesto por Linde-Laursen et al. (1980).

Cabe señalar que en el patrón de bandas obtenido en este trabajo para A. glandulosum se observó un notable polimorfismo, particularmente en las bandas teloméricas de los pares 1 y 2, así como una muy evidente en uno de los cromosomas del par 3 (Fig. 9 y 10).

Esta situación también ha sido reportada por Vosa (1976) para otras especies de Allium como A. schoenoprasum y A. ascalonicum. Así mismo reporta para estas especies bandas teloméricas e intermedias heteromórficas, situación que también fue observada en la especie de A. glandulosum.

Lacadena (1988) ha propuesto que las poblaciones polimórficas heterocigóticas tienen un mayor valor adaptativo para colonizar diversos ambientes ecológicos en comparación con las especies homocigóticas que les dieron origen; en base al polimorfismo y heteromorfismo evidenciado en el patrón de bandas C para A. glandulosum, podría suponerse que esta especie es heterocigótica lo que ha permitido tener una amplia distribución desde el Oeste de Texas en Estados Unidos, hasta Centroamérica en Honduras y Guatemala.

La presencia de un satélite heteromórfico en esta especie así como el polimorfismo observado en algunas bandas de estos cromosomas pudo haberse debido a translocaciones o deleciones como lo han determinado Battaglia (1957), Levan (1932), Sato (1981) y Schubert (1983).

En este estudio también se obtuvo para A. stoloniferum especie endémica mexicana un número cromosómico de $2n=28$ con un $X=7$ y un cariotipo formado por $11m + 3sm$ y la presencia de un satélite heteromórfico en dos pares de metacéntricos. Este es similar al reportado por Jiménez (1988).

En este trabajo se reporta también por primera vez el patrón de bandas C para A. stoloniferum, el cual en general presentó menor número de bandas teloméricas y mayor incidencia de bands intermedias en comparación con el de A. glandulosum.

También fue evidente el polimorfismo de algunas bandas teloméricas en varios de los cromosomas, particularmente en los pares 1, 3, 8 y 14 (Fig. 11 y 12).

También es interesante señalar la aparición de un gran número de bandas intercalares, algunas de ellas heteromórficas en diez pares de su complemento, las cuales sólo se presentaron en dos pares de cromosomas de A. glandulosum. Resultados similares ya han sido reportados por Vosa en 1976 para A. fistulosum y A. cepa.

La presencia de bandas centroméricas en los patrones de A. glandulosum y A. stoloniferum fueron muy similares. También se evidenció en A. stoloniferum al igual que en otras especies para el género, variaciones en el número de satélites que pudieron ser debidas a translocaciones o deleciones como ya ha sido mencionado.

La aparición de células tetraploides en A. glandulosum y A. stolo-

niferum fue muy baja, aproximadamente de 0.1%, estas irregularidades pueden deberse a no disyunciones o replicaciones endomitóticas como lo reporta Bhattacharyya (1972), para zephyrantes mesochloa.

Por tanto en base a la presencia de cromosomas polimórficos y heteromórficos se puede sugerir que estas dos especies probablemente tuvieron un origen aloploiploide.

También en base a la similitud del número cromosómico y del número básico que presentan A. glandulosum y A. stoloniferum se puede proponer que estos pudieron haber tenido un ancestro común que al paso del tiempo probablemente siguieron caminos evolutivos diferentes, hecho que se puede observar al comparar los dos patrones de bandas de ambas especies y observar que difieren en cuanto a la cantidad y posición de las bandas.

Finalmente se puede decir que los rearréglos estructurales como las traslocaciones y deleciones han jugado un papel importante en la evolución de estas especies.

CONCLUSIONES

- El patrón de bandas de Allium cepa cultivadas en México presentó algunas diferencias en comparación con el patrón de A. cepa cultivada en Europa como son: la presencia de bandas centroméricas y una mayor cantidad de bandas intermedias.
- En este trabajo se reporta por primera vez el patrón de bandas C para A. glandulosum y A. stoloniferum. En ellas se registraron bandas teloméricas, centroméricas e intermedias.
- En base a la similitud que presentan A. glandulosum y A. stoloniferum en el número cromosómico, el número básico y los cariotipos se puede proponer que estas dos especies tuvieron un ancestro común.
- El patrón de bandas de A. glandulosum difiere del patrón de bandas de A. stoloniferum en cuanto al número de bandas teloméricas, las cuales son más frecuentes en A. glandulosum, así como en la cantidad de bandas intermedias, la cual es mayor en A. stoloniferum.
- La presencia de cromosomas con bandas polimórficas y heteromórficas, sugiere que estas especies probablemente tuvieron un origen alopoliploide.
- La variación en el número de satélites y el polimorfismo en las bandas se pudieron haber originado por translocaciones o deleciones de fragmentos en los cromosomas.

BIBLIOGRAFIA

- Ayala F.J. y Kiger J.A., 1980. Modern Genetics. The Benjamin/Cummings. Publishing Co., Inc. p 844.
- Alzugaray D. y Alzugaray C., 1984. Plantas que Curan. Tres. Brasil pp134.
- Badr A. y Elkington T.T., 1984. Giemsa C banded karyotypes and taxonomic relationship of some North American Allium species and their relationship to Old World species (Liliaceae). Pl. Syst. Evol., 144: 17-21.
- Battaglia E., 1957. Allium ascalonicum L., A. fistulosum L., A. cepa L., Análisi Cariotípica. Caryologia, 10: 1-28.
- Batacharyya R., 1976. A tetraploid Allium cepa from Bangladesh. Cytologia, 41: 513-521.
- Bianchi N.O., 1978. Duplicación cromosómica y heterocromatina a nivel Molecular y Citológico. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Washington. p 132.
- Chinnapa C.C. y Basappa G.P., 1986. Cytology of some western Canadian Allium species. Amer. J. Bot., 73: 529-534.
- Comings D.E., 1972. Structure and function of chromatin. Adv. Hum. Genet., 3: 237-431.
- Comings D.E. y Avelino E., 1974. Mechanisms of chromosome banding. Exp. Cell Res., 86: 203-205.
- Comings D.E., 1978. Mechanisms of chromosome banding and implications for chromosome structure. Inc. Rev. Genet., 12: 25-46.
- Cortez F., Gonzalez-Gil, y Lopez-Saez J., 1980. Differential staining of late replicating DNA-rich regions in Allium cepa. Caryologia,

33: 193-202.

- Dahlgren R.M. y Trevor C., 1982. The Monocotyledons. A comparative study. Academic press. New York. p 378.
- Dyer F.A., 1979. Investigating chromosomes. Edward Arnol. Great Britain. p 136.
- El-Gadi A. y Elkington T.T., 1975. Comparison of the Giemsa C-band karyotypes and the relationship of Allium cepa, A. fistulosum, A. galanthum. Chromosoma (Berl) 51: 19-23.
- Elkington T.T., Badr A., y El-Gadi A., 1976. Giemsa C-band and Quinacrine banded karyotypes systematic relationship in Allium. Plant Chromosome: 115-116.
- Federov A.A., 1974. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrado.
- Fiskesjo G., 1974. Two types of constitutive heterochromatin made visible in Allium by a rapid C-banding method. Hereditas 78: 153-156.
- Fiskesjo G., 1975. Chromosomal relationship between three species of Allium as revealed by C-banding. Hereditas 81: 23-32.
- García V.A., 1985. Sistemas Robertsonianos: Su papel en la evolución cromosómica en plantas superiores. En Memorias del Seminario sobre la investigación genética básica en el conocimiento y evaluación de los recursos genéticos. Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM. p 119.
- Gardner L.E., 1980. Principios de genética. Limusa, México. p 713.
- Goldblatt P., 1981. Index to plant chromosome numbers. Braun-Brunfield, Inc. Ann Arbor. USA. p 301.
- Greilhuber J.W., 1975. Heterogeneity of heterochromatin in plants: Comparison of Hy- and C-bands in Vicia faba. Pl. Syst. Evol., 124: 139-156.

- Grubben G.J., 1977. Tropical vegetables and their genetic resources. International Board Plant Genetic Resources (IBPGR). pp 55-63.
- Guerra M.S., 1988. Introducao a citogenética general. Guanabara, Rio de Janeiro. pp 23-24.
- Gustafson J.P., Lukaszewski A.J. y Benett M.D., 1983. Somatic deletion and redistribution of telomeric heterochromatin in the genus Secale and Triticale. Chromosoma (Berl) 65: 293-298.
- Hernandez X.E., 1973. Comentarios sobre: Introducción de plantas y de germoplasmas de Phaseolus vulgaris y de otras leguminosas de grano comestibles. Chapingo, México (reproducido del Centro internacional de agricultura tropical, Cali Colombia). pp 253-258.
- Jacobsen T.D., 1978. A comparative study of three Alliances of the genus Allium. Ph.D. Thesis, Washington State University. p 167.
- Jacobsen T.D., 1979. A new species of Allium (Liliaceae). Britonia 31(3): 413-415.
- Jacobsen T.D. y Ownbey M., 1976. IOPB Chromosome Numbers Reports LI. Taxon 25: 155-167.
- Jiménez R.M., 1988. Análisis cariotípico de algunas especies del género Allium. PhD Tesis, Universidad Nacional Autonoma de México. p 49
- John B., 1976. Population Cytogenetic. Arnold. The Camelot LTD Southampton. England.
- Johnson M.A.T., 1982. Karyotypes of some greek species of Allium. Ann. Musei Goulandris 5: 120-194.
- Jones H.A. y Mann L.K., 1963. Onions and their Allies. London, New York. p 286.
- Jones K., 1977. The role of Robertsonian change in karyotypes evolution in Higher Plants. Chromosome today 6: 121-129.

- Jones K., 1978. Aspects of chromosome evolution in Higher Plants. Adv. Bot. Res. 6: 120-194.
- Kamysio A. y Tanaka N., 1978. Studies on the Generative Nuclear Division I. Comparative analysis of somatic chromosomes in Allium fistulosum by means of C- and Q-banding patterns. Cytologia 43: 679-688.
- Kenton A., 1978. Giemsa C-banding in Gibasis (Commelinaceae). Chromosoma (Berl) 65: 309-324.
- Kenton A., 1981. Chromosome evolution in the Gibasis linearis alliance (Comelinaceae) I. The Robertsonian differentiation of G. venustula and G. speciosa. Chromosoma 84: 291-304.
- Kenton A., 1983. Qualitative and Quantitative chromosome change in the evolution of Gibasis. In: Brandham and Mennett (eds) Kew chromosome Conference II. London. pp 273-282.
- Kenton A. y Jones K., 1985. Autosyndetic pairing in Gibasis (Commelinaceae) hybrids revealed by C-banding. Chromosoma (Berl) 92: 176-184.
- Lacadena J.R., 1988. Genética. A.G.E.S.A., España. p 1303.
- Lavania C.V., 1978. Differentiation chromosome staining in plants a progress in cytogenetics. Chromosoma 47(8): 259-261.
- Lehninger L.A., 1984. Bioquímica. Las bases moleculares de la estructura y función celular. Omega, España. p 1011.
- Levan A., 1932. Cytological studies in Allium, II. Chromosome morphological contributions. Hereditas 16: 157-194.
- Llamas R., 1960. Amarilidaceas y Liliaceas de México. An. Inst. Biol. México 31(1y2): 107-109.
- Lewin B., 1980. Gene Expression 2. Eucaryotic chromosomes. Interscien-

- cie, United State. p 1160.
- Linde-Laursen I., Bothmer R. y Jacobsen N., 1980. Giemsa C-banding in Asiatic taxa of Hordeum section stenostachys with notes on chromosome morphology. *Hereditas* 93: 235-254.
- McCollum G.D., 1976. Onion and allies. IN, N.W. Simmonds (ed.) *Evolution of Crop Plants*. London, New York. pp 186-190.
- Naranjo A.C. y Poggio L., 1986. A new template direct Morphological Classification of chromosomes. *Darwiniana* 27(1-4): 39-41.
- Narayan K.J., 1988. Constraints upon the organisation and evolution of chromosomes in Allium. *Theor Appl Genet* 75: 319-329.
- Ownbey M. y Aase C.H., 1955. Cytotaxonomic studies in Allium I. Allium canadense alliance. *Res. Stud. State Coll.* 23 (suppl.): 1-106.
- Palomino H.G., 1985. Los estudios citogenéticos como apoyo al conocimiento de los recursos genéticos. En *Memorias del Seminario sobre la investigación genética básica en el conocimiento y evaluación de los recursos genéticos*. Jard. Bot. Inst. Biol. UNAM. p 119.
- Putter M. y DeVoren Van G., 1988. Identification of Allium cepa L. cultivars by means of statistical analysis of C-banded chromosomes. *Euphytica* 39: 153-160.
- Robertson R.B., 1916. Chromosome studies I. Taxonomic relationship shown in the chromosomes of Tettigidae and Acridae V-shaped chromosomes and their significance in Acridae, Locustidae and Grillydae: *Chromosomes and variation*. *J. Morph.* 27: 179-331.
- Robles S.R., 1986. *Genética elemental y fitomejoramiento práctico*. Limusa, México. p 477.
- Saez F.A. y Cardoso H., 1978. *Citogenética básica y biológica de los cromosomas*. Programa regional de desarrollo científico y tecno-

- lógico. Washington.
- Sanchez S., 1976. La flora del Valle de México. Herrero, México. p 519.
- Saez F.A. y Cardoso H., 1978. Citogenética básica y Biológica de los cromosomas. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Washington.
- Sato S., 1981. Cytological studies on the satellited chromosomes of Allium cepa. Caryologia 34(4): 431-440.
- Schubert I., Ohle H. y Hanel P., 1983. Phylogenetic conclusions from Giemsa banding and NOR staining in top onions. Pl. Syst. Evol. 143: 245-256.
- Schwarzacher T., Ambros P. y Schweizer D., 1980. Application of Giemsa banding to orchid karyotype analysis. Pl. Syst. Evol. 134: 293-297.
- Schweizer D., 1982. Distamycin-DAPI bands: properties and occurrence in species. Kew chromosomes Conference II. London. pp 43-51.
- Smith y Keary P.F., 1979. Genética, estructura y función. Pub. culturales, México. p 367.
- Stebbins G., 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. Edward Arnold. London. p 215.
- Sumner A.T., 1976. Banding as a level of chromosome organization. Current Chromosome Research. England. pp 214-215.
- Tindall H.D., 1983. Vegetables in the tropics. McMillan press, London. p 533.
- Traub H.P., 1968. The subgenera, sections and subsections of Allium. Plant Life 24: 147-163.
- Vosa C.G. y Marchi P., 1972. Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants. Nature New Biol. 237: 191-192.
- Vosa C.G., 1976. Heterochromatic patterns in Allium I. The relation-